

Untersuchungen
über die Fertilitätsverhältnisse einiger Kulturformen
von *Pelargonium zonale*

INAUGURALDISSERTATION
DER NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER FRIEDRICH-ALEXANDER-UNIVERSITÄT ERLANGEN
ZUR
ERLANGUNG DES DOKTORGRADES

VORGELEGT VON
GERHARD PHILIPPI
AUS NÜRNBERG

1960

Als Dissertation genehmigt
von der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Erlangen

Tag der mündlichen Prüfung: 17. Februar 1960

Dekan: Universitätsprofessor Dr. W. SPECHT

Berichterstatter: Privatdozent Dr. E. HAUSTEIN

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. J. SCHWEMMLE



Veröffentlicht in „Zeitschrift für Pflanzenzüchtung“, Band 44, Heft 4 (1961), S. 380—402.

Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Untersuchungen
über die Fertilitätsverhältnisse einiger Kulturformen
von *Pelargonium zonale*

Von

G. PHILIPPI

Untersuchungen über die Fertilitätsverhältnisse einiger Kulturformen von *Pelargonium zonale*

Von

G. PHILIPPI

Mit 18 Abbildungen

EINLEITUNG

Im Gartenbau kennt man eine sehr große Anzahl von Zuchtformen des *Pelargonium zonale*, die letzten Endes alle auf Kreuzungen der nahe verwandten Arten *Pelargonium zonale* und *Pelargonium inquinans* zurückgehen (KNUTH 1931). Diese gärtnerischen Sorten sind mehr oder weniger heterozygot und können deshalb nur rein vegetativ vermehrt werden. Eine Vermehrung durch Samen ist jedoch erforderlich, wenn man neue Sorten züchten will. Bei Selbstungen und Kreuzungen, die zu diesem Zweck vorgenommen wurden, zeigten sich nun sehr unklare Verhältnisse. Bei manchen Kreuzungen konnte zunächst überhaupt kein Ansatz erzielt werden, bei anderen nur ein sehr geringer. Ein voller Fruchtansatz kam nirgends zustande.

An einigen bekannten Sorten sollten nun die Befruchtungsverhältnisse untersucht werden, um die Gründe für die beobachtete verminderte Fertilität zu klären.

MATERIAL UND METHODE

Die Untersuchungen wurden hauptsächlich an den Sorten „Meteor“, „Volkskanzler“, „Ulmer Ruhm“ und „Ries“ durchgeführt, daneben wurden Beobachtungen an „Leif“, „Lerchenmüller“ und „Radio“ angestellt. Die vier ersteren Sorten sind ungefüllt und rotblühend, „Leif“, „Lerchenmüller“ und „Radio“ sind gefüllt und lachsfarben.

Die Arbeit begann nach einigen vorbereitenden Beobachtungen morphologischer Art im Jahre 1957, wurde 1958 unterbrochen und 1959 weitergeführt. Die Aufstellung der Pflanzen bereitete insofern gewisse Schwierigkeiten, als in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens die Luftfeuchtigkeit entweder zu niedrig oder zu hoch war. Im ersteren Falle verkümmerten und vertrockneten häufig die Antheren, oder sie fielen bald nach dem Öffnen der Blüte ab. Die Corolle verfärbte sich schon kurz nach dem Aufblühen nach blaurot und fiel ebenfalls sehr bald ab. Im feuchten Gewächshaus dagegen waren die Antheren zwar gut entwickelt, aber der Öffnungsmechanismus funktionierte manchmal infolge zu großer Feuchtigkeit nicht (besonders bei „Ulmer Ruhm“). Die Antheren fielen schließlich ab, ohne sich geöffnet zu haben. Bei Regenwetter begannen sie sogar zu verschimmeln, doch welkten die Blüten nicht so rasch.

Aus diesen Gründen kamen die Pflanzen 1958 und 1959, sobald es die Witterung erlaubte, ins Freie, und zwar in einen tiefen Kasten, dessen Fenster ständig geöffnet waren. Es zeigte sich, daß die Pflanzen hier wesentlich besser gediehen als im Gewächshaus. Die Gefahr der Insektenbestäubung ist, wie sich herausstellte, gering, was besonders während der Unterbrechung der Arbeit im Jahre 1958 beobachtet werden konnte, wo die Pflanzen nicht bestäubt wurden. Der Fruchtausatz war nur ganz gering. Vereinzelt Bestäubungen durch Insekten sind für das Ergebnis ohne Bedeutung. Eine Selbstbestäubung durch Berühren von Narbenschenkeln und Antheren ist durch die Proterandrie und das Zurückbiegen der Filamente und Abfallen der Antheren bei der Öffnung der Narbe in der Regel nicht möglich.

Zur Messung der Pollenkorngröße wurden Pollen aus frisch geöffneten Antheren entnommen, mit 50%igem Alkohol fixiert und mit Karminessigsäure oder Peroxydasefärbung angefärbt. Gemessen wurde in 70%igem Glycerin. Bei der Peroxydasefärbung, die eine genauere Unterscheidung von lebenden und toten Körnern ermöglicht, wurde abweichend von SHARDAKOV (1940) so vorgegangen, daß zu dem Pollen ein Tropfen einer Lösung von 0,2 g Benzidin in 100 ml 50%igem Äthylalkohol gegeben wurde und dann ein Tropfen von 0,3%igem H_2O_2 hinzugefügt wurde. Bei lebendem peroxydasehaltigem Pollen stellt sich rasch eine Blaufärbung ein, die dann in braun übergeht. Nach Erhitzen des Pollens auf 100 °C für 10 Minuten darf keine Färbung mehr eintreten (PAECH und TRACEY 1955). Da die Pollenkörner wenig von der Kugelform abweichen, wurde stets der optische Durchmesser in der gleichen Richtung des Blickfeldes gemessen.

Zur Untersuchung der Reduktionsteilung wurden junge Antheren mit Alkohol-Eisessig 2:1 fixiert und etwa acht Tage in Karminessigsäure + $FeCl_3$ gefärbt. Dann wurden Quetschpräparate angefertigt. Bei der Anfertigung von Dauerpräparaten bewährte sich das wasserlösliche Kunstharz „Celodal“ der Firma Bayer, das hierfür schon länger am Institut verwendet wird.

Für die embryologischen Untersuchungen wurden die Samen nach GILSON-PETRUNKOVITSCH fixiert, mit tertiärem Butylalkohol entwässert (JOHANSEN 1940) und in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke betrug 12 bis 15 μ . Die Schnitte wurden mit Eisen-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt und in „Celodal“ eingebettet.

EIGENE UNTERSUCHUNGEN

1. Pollen

A. Morphologie

Mit Hilfe der Peroxydasefärbung und der Färbung mit Karminessigsäure waren drei Gruppen von Pollenkörnern zu unterscheiden: 1. lebende, peroxydasehaltige Körner, 2. Körner, die sich zwar nicht mit der Peroxydasefärbung, wohl aber mit Karminessigsäure anfärben ließen. Diese Körner

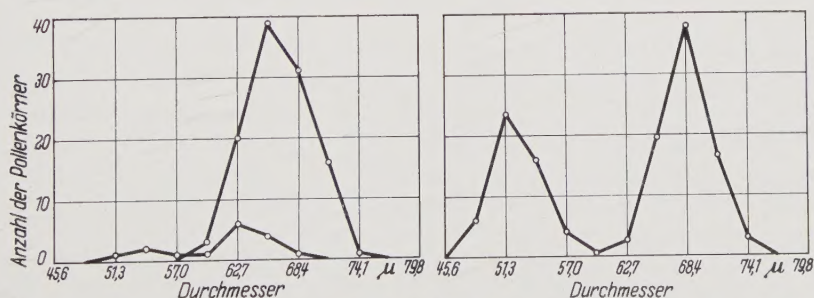


Abb. 1 (links). Größendiagramm von 125 Pollenkörnern „Meteor“ (28. Oktober 1959).

Kleine Kurve: abgestorbene (= nicht peroxydasehaltige) Körner

Abb. 2 (rechts). Größendiagramm von 250 Pollenkörnern „Meteor“ (6. Mai 1959).

Linker Gipfel: degenerierte Körner

sind wohl erst auf sehr später Entwicklungsstufe abgestorben und enthalten deshalb noch färbbares Plasma. 3. Körner, die sich weder mit Peroxydasefärbung noch mit Karminessigsäure anfärben lassen. Sie sind wesentlich kleiner als die lebenden. Offenbar sind sie schon früher als diejenigen der Gruppe 2 abgestorben. Färbung mit Jodjodkali zeigt, daß sie häufig viel mehr Stärke enthalten als der lebende Pollen.

Abb. 3. Größendiagramm von 250 Pollenkörnern „Ulmer Ruhm“ (29. Juni 1959). Linke Kurve: abgestorbene (= nicht peroxydasehaltige) Körner

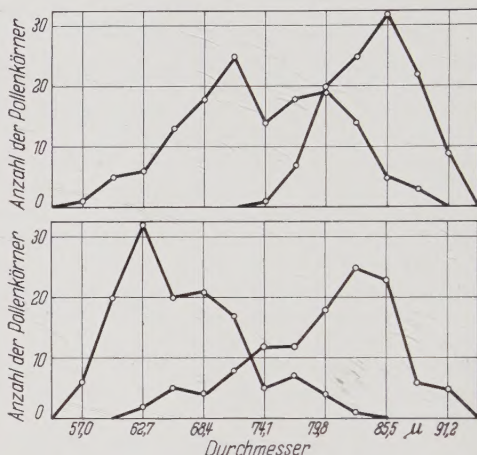
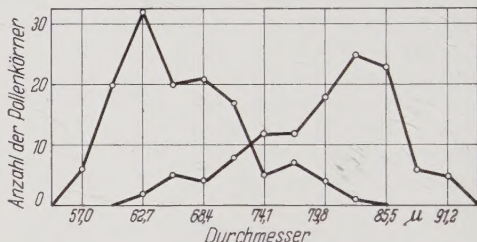


Abb. 4. Größendiagramm von 250 Pollenkörnern „Ries“ (2. Juli 1959). Linke Kurve: abgestorbene (= nicht peroxydasehaltige) Körner



Der Pollen von „Meteor“ besteht im allgemeinen nur aus den Gruppen 1 und 2, wobei der Anteil an lebenden Körnern 85 bis 95 % beträgt. Das Größendiagramm ergibt eine einfache Variationskurve mit einem Maximum bei 65,5 bis 68,5 μ als Durchmesser. Zu Beginn der Blütezeit traten allerdings eine große Anzahl kleiner degenerierter Körner auf, so daß die Größenkurve zweigipfelig wurde (Abb. 1 und 2). Häufig waren sogar die ganzen Antheren

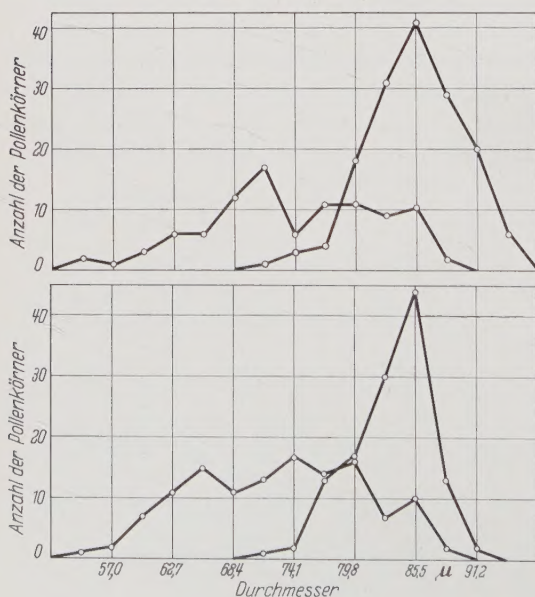


Abb. 5. Größendiagramm von 250 Pollenkörnern „Volkskanzler“ (29. Juni 1959). Linke Kurve: abgestorbene (= nicht peroxydasehaltige) Körner

Abb. 6. Größendiagramm von 250 Pollenkörnern von „Leif“ (11. September 1959). Linke Kurve: abgestorbene (= nicht peroxydasehaltige) Körner

vertrocknet. Offensichtlich sind ungünstige Außenbedingungen hierfür die Ursache.

Im Gegensatz zu „Meteor“ besteht der Pollen bei den anderen Sorten stets zu einem erheblichen Prozentsatz aus degenerierten Körnern. Das Größendiagramm ist deshalb stets zweigipfelig (Abb. 3 bis 8). In den Diagrammen bedeutet die rechte Kurve die lebenden, peroxydasehaltigen Körner, die linke Kurve dagegen die abgestorbenen. Die nicht mit Peroxydasefärbung, aber noch mit Karminessigsäure färbbaren Körner ergeben im wesentlichen den rechten Teil der linken Kurve. Die funktionsfähigen Körner sind größer

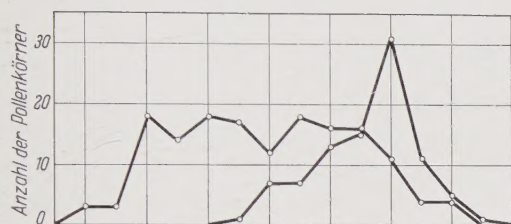


Abb. 7. Größendiagramm von 250 Pollenkörnern „Lerchenmüller“ (15. September 1959). Linke Kurve: abgestorbene (= nicht peroxydasehaltige) Körner

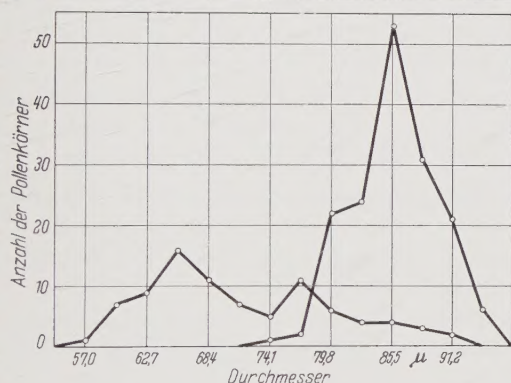


Abb. 8. Größendiagramm von 250 Pollenkörnern „Radio“ (10. September 1959). Linke Kurve: abgestorbene (= nicht peroxydasehaltige) Körner

als bei „Meteor“. Ihre Durchschnittsgröße differiert bei den einzelnen Sorten nur wenig und beträgt für „Volkskanzler“ 85,5 μ , für „Ries“ 79,8 μ , für „Ulmer Ruhm“ 84,1 μ , für „Lerchenmüller“, „Leif“ und „Radio“ 83,3 μ , 83,1 μ und 85,5 μ . Bezogen auf das Volumen sind die Pollenkörner der übrigen Sorten ziemlich genau doppelt so groß wie diejenigen von „Meteor“. Die Anzahl der Keimporen, die bei „Meteor“ 3 beträgt, ist auf 4 bis 6 erhöht. Der Anteil der toten Körner schwankt jahreszeitlich, ist aber auch bei einzelnen Blüten, ja sogar bei den Antheren derselben Blüte verschieden. Eine Beziehung zur Stellung der Antheren in der Blüte konnte nicht gefunden werden. Auch die Durchschnittsgröße des degenerierten Pollens ist nicht konstant, da offenbar der Zeitpunkt des Absterbens früher oder später liegen kann. Der Prozentsatz an lebenden Pollenkörnern beträgt für „Volkskanzler“ 30 bis 60 %, für „Ries“ und „Ulmer Ruhm“ in der Hauptblütezeit 25 bis 50 %. Bei „Lerchenmüller“ wurden 20 bis 40 %, bei „Leif“ 30 bis 50 % und bei „Radio“ 40 bis 65 % lebende Körner gefunden. Bei allen Sorten treten gelegentlich an ganzen Blütenständen vertrocknete Antheren auf, die gar keinen lebenden Pollen enthalten. Besonders am Anfang und am Ende der Blütezeit ist dies der Fall.

Um festzustellen, wie weit die Degeneration der Pollenkörner auf Störungen in der Reifeteilung zurückzuführen ist, wurde die Meiose der verschiedenen Sorten untersucht. Die Chromosomenzahlen für „Meteor“ und „Lerchenmüller“ sind bereits 1937 festgestellt worden (GAUGER 1937), und zwar 18 bei „Meteor“ und 35 bei „Lerchenmüller“. Letzterer ist also tetraploid (mit Chromosomenverlust). Diese Zahlen konnten bestätigt werden. Die übrigen Sorten erwiesen sich alle als tetraploid, wie schon ihr gegenüber „Meteor“ verdoppeltes Pollenkornvolumen vermuten ließ (MAURIZIO 1956, SCHWANITZ 1950 a). Die genauen Chromosomenzahlen konnten allerdings nicht ganz sicher festgestellt werden. Sie schwanken zwischen 35 und 37. Es wurden z. B. bei „Ries“ nach der ersten Reifeteilung Chromosomenplatten mit 16, 17, 18, 19 und 20 Chromosomen gezählt. Am häufigsten waren 17, 18 und 19 Chromosomen. Nur selten waren aber beide Chromosomengruppen einigermaßen sicher zu zählen. Einige Zählungen nach der ersten Reifeteilung ergaben:

1. Gruppe	2. Gruppe	zusammen
17	18 oder 19	35 oder 36
16	20	36
16	19	35
18	18 1 einzeln liegend	37

Auch nach der zweiten Reifeteilung wurden Gruppen von 17, 18 und 19 Chromosomen gezählt.

Bei „Ulmer Ruhm“ wurden ebenfalls Gruppen von 17 bis 19 Chromosomen nach der ersten oder zweiten Reifeteilung gezählt.

Bei „Volkskanzler“ konnte ziemlich sicher 36 als diploide Chromosomenzahl festgestellt werden. Ungleiche Verteilung von 17 : 19 kommt jedoch auch hier vor.

„Leif“ und „Radio“ sind ebenfalls tetraploid. Die genaue Zahl wurde nicht festgestellt. Bei „Radio“ waren in einem Fall 18 + 19 Chromosomen zu zählen.

Neben der ungleichen Verteilung der Chromosomen auf die Tochterkerne ist häufig zu beobachten, daß sich 1, 2 oder 3 Chromosomen nicht in die Metaphaseplatte einordnen oder daß sie in der Mitte der Teilungsspindel liegen bleiben. Sie teilen sich oft noch und sind später frei im Plasma einer Tetradenzone zu finden. Eine Kleinkernbildung tritt nur selten ein.

Größenunterschiede zwischen den Körnern einer Tetrade sind bis zum Ende der Meiose nicht zu beobachten. Das Absterben von Pollenkörnern setzt erst in der eigentlichen Wachstumsphase nach dem Zerfall der Tetraden ein.

Im Gegensatz zu den tetraploiden Sorten war der Ablauf der Meiose bei „Meteor“ stets regelmäßig mit 9 : 9-Verteilung der Chromosomen.

C. Keimung in vitro

Versuche, den Pollen in vitro zur Keimung zu bringen, hatten wenig Erfolg. In Zuckerlösungen verschiedener Konzentration trat keine Keimung ein. Schließlich ließ sich auf dünnem Gelatinerohrzuckerboden (4 g Rohr-

zucker auf 500 mg Gelatine in 10 ml Wasser) in feuchter Kammer mit etwa 30 %iger Glukoselösung zur Dampfdichteregulation wenigstens der Pollen von „Meteor“ zu 30 bis 70 % zur Keimung bringen. Es entstanden aber meist nur kurze Schläuche von zwei- bis vierfachem Pollendurchmesser, die dann platzten oder das Wachstum einstellten. Die großen Schwankungen des Keimprozents bei solchen Versuchen sind schon von vielen Autoren beschrieben worden.

Bei „Volkskanzler“ konnte eine Keimung von 10 bis 25 % erreicht werden. Von „Ulmer Ruhm“ und „Ries“ keimten höchstens einzelne Körner. Auch geringe Borsäuregaben (um 0,01 %) änderten nichts.

2. Blüte und Frucht

A. Blühverlauf

Die Blüte von *Pelargonium zonale* ist in den ersten 2 bis 3 Tagen nach dem Erblühen rein männlich. Die Antheren öffnen sich kurz vor oder nach dem Öffnen der Blüte. Bei hoher Luftfeuchtigkeit können sie allerdings länger geschlossen bleiben. Besonders bei „Ulmer Ruhm“ wurde dies öfter beobachtet. Der Griffel, der zunächst zwischen den Filamenten verborgen ist, wächst langsam über die Antheren hinaus und am dritten Tag des Blühens öffnen sich die 5 Narbenschkel, während die Filamente sich leicht von ihnen weg krümmen und die Staubbeutel an einer vorgebildeten Trennungsstelle abfallen. Eine Selbstbestäubung der Blüte wird dadurch verhindert. Da dieses Trennungsgewebe in der Literatur nicht bekannt zu sein

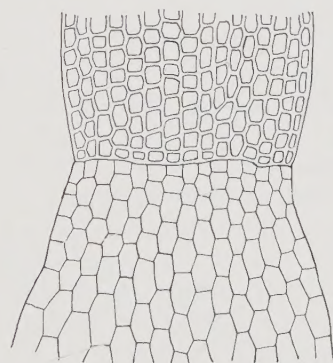
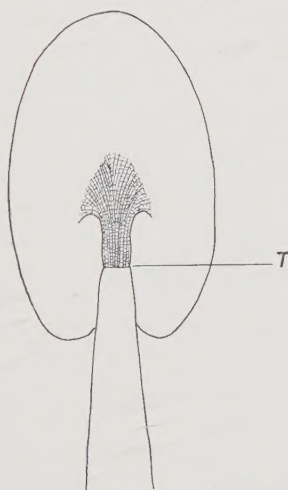


Abb. 9 (links). Staubblatt von hinten. T = Trennungsstelle

Abb. 10 (rechts). Trennungsstelle zwischen Anthere und Filament

scheint und im Handbuch der Pflanzenanatomie kein einziges Beispiel für ein Trennungsgewebe zwischen Anthere und Filament beschrieben ist, soll es hier abgebildet werden (Abb. 9 und 10). Äußerlich ist die Trennungsstelle durch eine leichte Einschnürung des Filaments kurz unterhalb des Konnektivs gekennzeichnet. Ein Gewebe aus dickwandigen Zellen, das sich in das Konnektiv hinein fortsetzt, grenzt unmittelbar an die dünnwandigen Zellen des Filaments. Die Trennung wird wahrscheinlich durch eine Turgoränderung erfolgen, wobei sich die dünnwandigen Zellen ausdehnen oder auch schrumpfen.

fen, während das dickwandige Gewebe starr bleibt. Die Anthere fällt dann bei der geringsten Berührung oder Erschütterung ab.

Die Narbenpapillen, die aus 5 bis 6 Zellen bestehen, sind zunächst kurz und dicht mit orangerotem Zellinhalt erfüllt. Sie wachsen später um das Zwei- bis Dreifache in die Länge und enthalten bei alten Narben große Vakuolen. Junge Narben sehen daher glatt, ältere rauh aus. Die Narbenschkel krümmen sich bei älteren Narben nach hinten, besonders bei „Meteor“, wo sie zuletzt spiralig eingerollt sind.

Wenn keine Bestäubung erfolgt, wird nach etwa 7 Tagen an einer vorgelagerten Trennungsstelle (PFEIFFER 1928) die meist noch turgescente, bei geringerer Luftfeuchtigkeit etwas verwelkte Corolle abgeworfen; allerdings nur bei den ungefüllten Sorten. Auch bei „Meteor“ vertrocknet öfter die noch festsitzende Corolle. Bei erfolgreicher Bestäubung dagegen wird die Blütenkrone vorzeitig abgeworfen.

B. Bestäubung und Pollenschlauchwachstum

Wie schon beschrieben, spreizen sich erst am dritten Tag des Blühens die Narbenschkel auseinander. Von da an ist die Narbe bis zum Abblühen empfängnisfähig. Der Pollen wächst zwar auf der jungen Narbe etwas besser als auf alten, aber so lange die Narbe nicht vertrocknet ist, kann sie von Pollenschläuchen durchwachsen werden.

Entsprechend der durch die Peroxydasefärbung ermittelten Lebensfähigkeit des Pollens sollte man nun erwarten, daß bei reichlicher Bestäubung stets eine genügende Zahl von Pollenschläuchen den Griffel durchwächst, um die 5 Samenanlagen zu befruchten. Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Stets wachsen nur einzelne Pollenschläuche bis zu den Samenanlagen. Die größte in Quetschpräparaten des Griffels beobachtete Anzahl war 7! Die übrigen Körner keimen entweder gar nicht oder der Pollenschlauch stellt nach einer Länge von 2 bis 3 Pollendurchmessern das Wachstum ein, wobei sein Ende meist blasenartig anschwillt.

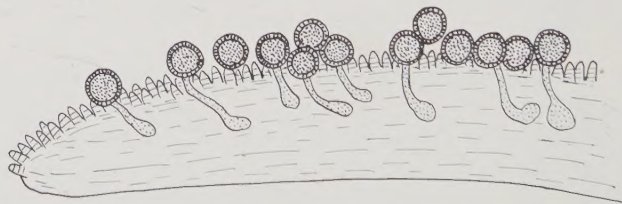


Abb. 11. Steckengebliebene Pollenschläuche von „Meteor“ in der Narbe von „Volkskanzler“

Beim Pollen von „Meteor“ keimen zwar zahlreiche Körner, aber die meisten Schläuche bleiben im Narbengewebe stecken (Abb. 11). Manche Schläuche dringen auch nicht richtig in das Narbengewebe ein. Dies wurde bei Bestäubung von „Volkskanzler“ und „Ries“ mit „Meteor“-Pollen beobachtet. Bei den tetraploiden Sorten ist schon die Keimung äußerst gering (5 bis 10 Körner auf der ganzen reichlich bestäubten Narbe), außerdem bleibt, ebenso wie bei „Meteor“, ein Teil der Pollenschläuche im Griffelgewebe stecken, so daß oft nicht ein einziger den Griffel durchwächst.

Die ungefähre Geschwindigkeit des Pollenschlauchwachstums ergibt sich aus folgenden Beobachtungen: An einem heißen Tag betrug die Länge von Pollenschläuchen 1 Stunde 10 Minuten nach der Bestäubung 1,8 mm. Nach 3 Stunden wurde eine Länge von 4 mm gemessen. Die Entfernung zwischen Narbe und Samenanlagen beträgt etwa 9 mm. Bei einigen Blüten von „Meteor“ wurden die Samenanlagen 7 Stunden nach der Bestäubung fixiert und als Mikrotomschnitte untersucht. Eine Befruchtung war noch nicht eingetreten. Dagegen konnte nach 17 Stunden Befruchtung nachgewiesen werden.

Auf das Wachstum der Pollenschläuche im Griffel reagieren die ungefüllten Sorten durch Abwurf der Corolle an einer vorgebildeten Trennstelle. Diese Reaktion hat FITTING (1911) an *Geranium pyrenaicum* genau beschrieben und den Begriff Chorismus zum Unterschied von Tropismus und Nastie dafür geprägt.

Wie die Untersuchung zahlreicher Griffelquetschpräparate zeigte, lösen erst längere Pollenschläuche die Reaktion aus. Ungekeimter Pollen auf der Narbe oder einzelne kurze, im Griffelgewebe steckengebliebene Schläuche führen nicht zum Abwurf der Corolle. Vereinzelt wurde allerdings eine Fruchtentwicklung beobachtet, ohne daß die betreffende Blüte die Corolle abgeworfen hatte. Vermutlich handelt es sich darum, daß nur 1 oder 2 Pollenschläuche gewachsen waren, so daß der Reiz unerschwellig blieb. Interessant ist, daß die unteren Kronblätter zuerst abgeworfen werden. Die Basis der oberen steht nämlich nicht in so unmittelbarer Verbindung mit dem Gynäceum, weil dazwischen die Mündung des am Blütenstiel angewachsenen Kelchblattsports sich befindet, wie die Abbildung 12 zeigt. Die Reizleitung geht deshalb vermutlich langsamer vor sich. Allerdings besteht auch die Möglichkeit, daß die oberen Kronblätter langsamer reagieren, was aber wohl weniger wahrscheinlich ist. Die Reaktion tritt nicht immer mit gleicher Schnelligkeit ein. Es besteht eine Abhängigkeit von der Temperatur und wohl auch von der Zahl der wachsenden Pollenschläuche, was aber nicht näher untersucht wurde. LAIBACH (1920) stellte jedoch bei *Origanum vulgare* fest, daß der Abwurf der Corolle bei starker Bestäubung nach 6 Stunden, bei ganz schwacher dagegen erst nach 48 Stunden erfolgte. Die kürzeste von mir festgestellte Zeit für den Abwurf der Corolle bei *Pelargonium* war 1 Stunde 10 Minuten bei 3 von 4 Blüten der Sorte „Meteor“, die mit Pollen von „Volkskanzler“ bestäubt worden waren. Die Pflanze stand an einem heißen Tag direkt in der Sonne. Die Pollenschläuche hatten etwa ein Fünftel des Griffels durchwachsen. Der Reiz geht demnach von den wachsenden Pollenschläuchen (oder vom durchwachsenen Griffel), nicht aber von einer befruchteten Samenanlage aus. Im allgemeinen ist die Reaktionszeit länger, an warmen Sommertagen meist 2 bis 4 Stunden.

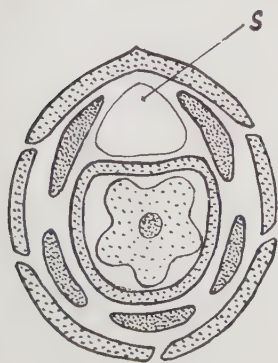


Abb. 12. Querschnitt durch den Blütengrund. Von außen nach innen: Kelch, Corolle, Basis der Filamente, Gynäceum. S = Mündung des Kelchblattsports (Näheres im Text)

Der vorzeitige Abwurf der Blütenkrone kann also als Indikator für erfolgtes Pollenschlauchwachstum dienen. Das außerordentlich schlechte Wachstum der Pollenschläuche bzw. die schlechte Keimung des Pollens zeigt sich darin, daß sehr oft trotz reichlicher Bestäubung die Corolle nicht abgeworfen wird. Über die Häufigkeit solcher erfolglosen Bestäubungen soll die folgende Tabelle Aufschluss geben. Es sind angegeben:

1. Die Zahl der beobachteten Blüten.
2. Der Prozentsatz derjenigen Blüten, die die Corolle abwarfen. Diese Zahl gibt ein gewisses Maß für das Pollenschlauchwachstum bei den einzelnen Kreuzungen. Die Blüten wurden 24 Stunden nach der Bestäubung auf ihre Reaktion geprüft. Eine längere Reaktionszeit kommt zwar vor, weist aber ebenfalls auf außerordentlich geringes Pollenschlauchwachstum hin.

Tabelle 1

♂↓ →♀	Meteor	Ulmer Ruhm	Ries	Volkskanzler
Meteor	87 96 %	32 91 %	27 67 %	46 89 %
Ulmer Ruhm	72 73 %	77 35 %	39 41 %	19 47 %
Ries	62 56 %	40 18 %	26 65 %	60 53 %
Volkskanzler	57 79 %	41 54 %	34 73 %	30 90 %

Man erkennt, daß der Pollen von „Meteor“ und „Volkskanzler“ besser wächst als der von „Ulmer Ruhm“ und „Ries“. Dies stimmt auch mit dem Ergebnis der Peroxydasefärbung und den Keimversuchen in vitro überein. Die absolute Zahl der Pollenkörner ist, wie schon beschrieben, in jedem Fall sehr gering.

C. Fruchtbildung

Griffel und Fruchtknoten der Geraniaceen wurden bereits von HOFMEISTER beschrieben. Der Griffel von *Pelargonium* besteht aus dem rotgefärbten oberen Griffelteil, der bei der Fruchtreife abfällt, und dem sich zum Schnabel verlängernden sterilen Teil des Fruchtknotens. Der Griffelkanal ist ein Hohlraum, der aber von langen Papillen, die seiner Wand entspringen und sich nach aufwärts wenden, so ausgefüllt wird, daß auf Querschnitten echtes Zellgewebe vorgetäuscht wird. Dieser Griffelkanal ist im oberen Teil rund, wird nach unten zu fünfkantig und teilt sich zuletzt in fünf einzelne Kanäle auf, die zwischen und etwas oberhalb der Ovula in die Fruchtfächer münden. Von hier aus erreichen die Pollenschläuche, auf den papillös gewordenen Zellen der Oberseite des Funikulus hinkriechend, die Mündungen der Samenanlagen (HOFMEISTER 1864).

In den Fruchtfächern werden je 2 Ovula angelegt, von denen eines den oberen, das andere den unteren Teil des Fruchtfaches einnimmt. Die Insertionsstellen der beiden Funikuli liegen aber nebeneinander, allerdings etwas gegeneinander verschoben. Es entwickelt sich immer nur eine Samenanlage in jedem Fach zum Samen, und zwar in der Regel die obere (nicht, wie HOFMEISTER für *Geranium* angibt, die untere). An älteren unbestäubten Blü-

ten ist die untere Samenanlage häufig schon stark geschrumpft, während die obere noch voll turgeszent ist. Auf Mikrotomschnitten durch junge Samenanlagen dagegen läßt sich erkennen, daß auch die untere Samenanlage samt Embryosack normal ausgebildet ist.

Entsprechend den infolge Störung der Reifeteilung abgestorbenen Pollenkörnern, sollte man bei den tetraploiden Sorten auch gestörte oder degenerierte Embryosäcke erwarten. Soweit unbefruchtete Samenanlagen in Mikrotomschnitten untersucht wurden, waren aber Embryosack und Eiapparat stets normal ausgebildet. Offenbar wirken sich Störungen, die beim Pollen zum Absterben führen, bei dem in der Mutterpflanze geborgenen und von ihr ernährten Embryosack nicht aus.

Pelargonium gehört zum Normaltyp der Embryosackentwicklung und besitzt einen achtkernigen Embryosack (SCHÜRHOFF 1924). Embryosack und Nucellus sind stark gekrümmt. SCHÜRHOFF gibt an, daß die Antipoden rasch degenerieren; sie waren aber selbst bei schon befruchteten Samenanlagen oft noch recht gut erhalten. Auch die Angabe, daß der sekundäre Embryosackkern sich unmittelbar den Synergiden anlegt und die gleiche Lage wie die Eizelle einnimmt, konnte nicht bestätigt werden. Er liegt zwar in der Nähe des Eiapparates, aber stets deutlich davon getrennt.

Das Wachstum des Fruchtschnabels ist 3 Tage nach der Bestäubung bereits deutlich zu erkennen. Seine Länge beträgt etwa 10 mm, während der unbefruchtete Fruchtknoten 5 bis 7 mm lang ist. Nach 5 Tagen ist er auf 20 bis 25 mm herangewachsen und erreicht mit 8 Tagen seine endgültige Länge, die bei Selbstung von „Meteor“ bis 32 mm, bei den tetraploiden Sorten bis zu 40 mm beträgt. Bei Kreuzung von „Meteor“ und tetraploiden Sorten wird im allgemeinen die volle Fruchtlänge infolge Absterbens der Embryonen nicht erreicht. Einmal wurde aber bei „Meteor“ $\times$ „Volkskanzler“ eine Frucht von 37 mm und eine andere von 34 mm beobachtet. Die genetische Konstitution des Embryos hat also Einfluß auf die Fruchtlänge bzw. auf die Wuchsstoffproduktion.

Auch die Zahl der Samen hat Einfluß auf die Größe der Frucht. Wenn nur eine Samenanlage befruchtet wurde oder auch 2 nebeneinanderliegende, so krümmt sich in den ersten Tagen der Fruchtknoten nach der Gegenseite, da die Fruchtblätter mit den sich entwickelnden Samen stärker wachsen als

die anderen. Im Laufe der Entwicklung gleicht sich diese Krümmung weitgehend wieder aus (Abb. 13). Der Fruchtschnabel erreicht aber nicht die normale Länge. Die Abhängigkeit der Fruchtlänge von der Samenzahl zeigt die folgende Tabelle. Die Früchte stammen jeweils aus 1 Blütenstand.

Die unbefruchteten Samenanlagen haben eine Länge von 0,6 bis 1 mm. 3 Tage nach der Bestäubung sind sie 2 mm lang, nach 6 Tagen etwa 3 mm, nach 13 Tagen 5 mm. Die Samen erreichen ihre größte Länge mit etwa 6 mm,

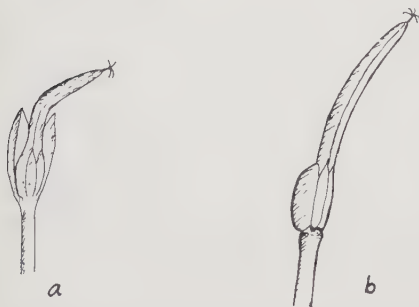


Abb. 13. a) Junge Frucht mit nur einem sich entwickelnden Samen. b) Die starke Krümmung hat sich weitgehend wieder ausgeglichen

Tabelle 2

„Ries“ × „Volkskanzler“			„Ries“ × „Ulmer Ruhm“		
Fruchtlänge mm		Samenzahl	Fruchtlänge mm		Samenzahl
1	40	4	1	38	3 + 1 vertrocknet
2	39	4	2	34	1 + 1 vertrocknet
3	39	3	3	33	1
4	32	1 + 1 vertrocknet	4	32	1
5	30	1			
6	30	1			

bevor die Samenschale sich zu bräunen beginnt. Die reifen Samen sind wieder kleiner, bei „Meteor“ 4,5 bis 5 mm, bei den Tetraploiden etwas größer. Bis zur vollen Reife brauchen Samen und Frucht je nach der Witterung 4 bis 6 Wochen.

Die normale Entwicklung kann nun auf den verschiedensten Stufen verlangsamt und schließlich unterbrochen werden. In reifen Früchten finden sich neben normalen Samen oft völlig vertrocknete und geschrumpfte der verschiedensten Größen. Wenn alle Samen absterben, vertrocknet die ganze Frucht vorzeitig, meist noch bevor sie die normale Größe erreicht hat, und fällt samt dem Blütenstiel ab.

3. Ergebnisse der Kreuzungen

Die folgende Tabelle enthält das Ergebnis der Bestäubungen zwischen den 4 Sorten, von denen also „Meteor“ diploid ist, die anderen tetraploid sind. Dabei bedeutet die oberste Zahl die Anzahl der bestäubten Blüten, die mittlere den Prozentsatz der Blüten, bei denen der Fruchtknoten sich mindestens auf 10 bis 15 mm verlängerte, d. h. deutlich über den Kelch hinauswuchs, und die unterste die Zahl der reifen, nicht geschrumpften Samen auf je 100 bestäubte Blüten.

Daß der zweite Wert stets weit unter 100 bleibt, ist durch verschiedene Ursachen bedingt. Bei vielen Blüten keimt nämlich der Pollen gar nicht bzw. nur zu ganz kurzen Schläuchen. Die Corolle fällt dann nicht ab (Tab. 1). In anderen Fällen entstehen zwar längere Pollenschläuche, aber die Samenanlagen werden trotzdem nicht befruchtet. Es erfolgt dann Abwurf der Corolle, aber keine Verlängerung des Fruchtschnabels. Schließlich stirbt auch noch ein Teil der befruchteten Samenanlagen schon in den ersten 3 bis 4 Tagen ab, so daß sich der Fruchtknoten nur ganz wenig verlängert. Die auffallend geringe Zahl reifer Samen (bis auf zwei Fälle sind es weniger als 1 Same je Frucht) beruht:

1. auf der geringen Zahl der befruchtenden Pollenschläuche (nur selten werden alle 5 Samenanlagen befruchtet),
2. auf dem häufigen Absterben der Embryonen und damit des sich entwickelnden Samens.

Es soll nun das Ergebnis der Kreuzungen im einzelnen besprochen werden.

Tabelle 3

♂ ↓	→ ♀	Meteor	Ulmer Ruhm	Ries	Volkskanzler
Meteor		358	293	218	218
		49,0 %	5,8 %	9,2 %	2,3 %
		35,0 %	0 %	0 %	0 %
Ulmer Ruhm		170	261	211	226
		45,2 %	8,8 %	34,6 %	10,2 %
		0 %	6,8 %	39,4 %	7,1 %
Ries		182	210	220	226
		51,1 %	8,1 %	20,9 %	12,4 %
		0 %	2,4 %	18,2 %	8,8 %
Volkskanzler		209	330	224	202
		42,5 %	24,0 %	32,1 %	21,5 %
		0 %	15,5 %	41,0 %	14,8 %

a) Selbstung der diploiden Sorte „Meteor“

Obwohl der Pollen von „Meteor“ normal ausgebildet ist und sich in den Narbenschenkeln auch meist eine größere Anzahl von Pollenschläuchen nachweisen läßt, durchwachsen nur wenige den ganzen Griffel, so daß selten alle 5 Samenanlagen eines Fruchtknotens befruchtet werden. So konnten auf Mikrotomschnitten 24 und 48 Stunden nach der Bestäubung vielfach noch unbefruchtete neben befruchteten Samenanlagen nachgewiesen werden. Der größte Teil der Pollenschläuche bleibt nach einer Länge von 2 bis 3 Pollenkorndurchmessern in der Narbe stecken. An Quetschpräparaten des oberen Griffelteils waren höchstens bis zu 7 durchgewachsene Pollenschläuche festzustellen. Daraus, daß fast stets eine geringe Verlängerung des Fruchtschnabels eintritt, ist zu schließen, daß in diesen Fällen immerhin mindestens 1 Samenanlage befruchtet wurde. Daß aber nur etwa die Hälfte der bestäubten Blüten ein längeres Wachstum des Fruchtknotens zeigt, beruht auf dem häufigen Absterben von Embryonen in den ersten 3 bis 4 Tagen. Auch auf späteren Stadien sterben jedoch noch zahlreiche Embryonen ab, denn geschrumpfte Samen von 3 bis 5 mm Länge, die bezüglich ihrer Größe einer Normalentwicklung zwischen 6 und 13 Tagen entsprechen, sind nicht selten.

Bei Selbstungen von „Meteor“ wurde auch der Einfluß des Alters der Samenanlagen auf die Samenentwicklung untersucht, indem einerseits junge, 1 oder 2 Tage alte Narben, andererseits 3, 4 oder 5 Tage alte Narben bestäubt wurden. Es zeigte sich, daß junge Blüten wesentlich mehr reife Samen erzeugen als alte. Bei älteren Blüten verlängert sich der Fruchtknoten meist nur auf 10 bis 15 mm. Aber auch bei den jungen Blüten ergaben 50 Bestäubungen nur 42 längere Früchte und von diesen wiederum nur 25 reife Samen. Das Alter der Samenanlagen ist also eine der Ursachen für das Absterben von Embryonen. Die Entwicklung des Embryos bei Selbstung von „Meteor“ wird weiter unten beschrieben.

b) Kreuzungen zwischen der diploiden Sorte und den Tetraploiden

Die Kreuzungen mit „Meteor“ als Mutter und „Volkskanzler“, „Ries“ und „Ulmer Ruhm“ als Vater verhalten sich in mancher Beziehung gleichartig. Von den bestäubten Blüten werfen etwa 20 bis 40 % die Corolle nicht ab. Der Pollen der Tetraploiden keimt also auf „Meteor“ schlechter als der „Meteor“-Pollen, bzw. die Pollenschläuche stellen schon sehr bald ihr Wachstum ein. Stärkeres Wachstum des Fruchtknotens tritt ebenso wie bei den Selbstungen von „Meteor“ nur bei 40 bis 50 % der bestäubten Blüten ein. In den Früchten befinden sich durchschnittlich zwei sich entwickelnde Samen. Zur Ausbildung reifer Samen kommt es jedoch nicht. Auch erreicht die Frucht meist nicht die normale Länge, sondern vertrocknet schon vorher. Bei „Meteor“ $\times$ „Volkskanzler“ ist die durchschnittlich erreichte Fruchtlänge 18 mm, was einer normalen Entwicklung von 4 Tagen entspricht. Bei „Meteor“ $\times$ „Ries“ und „Meteor“ $\times$ „Ulmer Ruhm“ dagegen erreichen die Früchte zum Teil die Normallänge von 30 bis 32 mm. In Einzelfällen werden sie sogar größer als bei Selbstung von „Meteor“, aber es entstehen nie keimfähige Samen.

Auch bei den reziproken Kreuzungen mit „Meteor“ als Vater entstehen niemals reife Samen. Die Corolle wird nach Bestäubung meist abgeworfen (Tab. 1). Es wachsen aber wie überall nur einzelne Pollenkörner zu längeren Schläuchen aus. Die meisten keimen entweder gar nicht, oder sie bilden nur ganz kurze Schläuche, die manchmal nicht richtig in das Narbengewebe eindringen. Nur weniger als 10 % der bestäubten Blüten zeigen längere Früchte (Tab. 3). Es liegt dies vor allem an dem häufigen frühzeitigen Absterben des Embryos, denn viele Fruchtknoten verlängern sich zwar, wachsen aber nicht über die 10 bis 13 mm langen Kelchblätter hinaus. Der Embryo stirbt also im allgemeinen eher ab als bei den reziproken Kreuzungen.

c) Selbstungen und Kreuzungen der tetraploiden Sorten

Die Tetraploiden erzeugen in jeder Kombination keimfähige Samen, wenn auch manchmal in äußerst geringem Prozentsatz. Der Pollen keimt stets sehr schlecht; oft sind bei reichlich bestäubten Narben überhaupt keine Pollenkörner gekeimt. Selbst bei Bestäubungen mit „Volkskanzler“-Pollen konnten meist nur 5 bis 10 gekeimte Körner auf der gesamten Narbe gefunden werden, obwohl „Volkskanzler“ unter den Tetraploiden noch den am besten keimfähigen Pollen besitzt, wie dies auch aus der Keimung in vitro hervorgeht. Da von den wenigen Pollenschläuchen wiederum nur einzelne bis zu den Samenanlagen wachsen, ist schon aus diesem Grunde der Samenanatz sehr gering. Dazu kommt wieder das häufige Absterben der Embryonen auf allen Altersstufen. Bei der Kreuzung „Ulmer Ruhm“ $\times$ „Ries“ enthielten z. B. 17 Früchte nur 5 reife Samen. Bei den anderen Kombinationen dagegen ist das Verhältnis nicht ganz so ungünstig. Der Fruchtansatz und die Samenzahl sind bei reziproken Kreuzungen oft recht verschieden, besonders bei „Ries“ $\times$ „Ulmer Ruhm“ und „Ulmer Ruhm“ $\times$ „Ries“ ist dies auffallend, aber auch bei „Volkskanzler“ $\times$ „Ries“ und „Ries“ $\times$ „Volkskanzler“. Wie erwähnt, sterben bei „Ulmer Ruhm“ $\times$ „Ries“ besonders viele Embryonen ab, aber auch das Pollenschlauchwachstum ist — wie

aus Tabelle 1 hervorgeht — schon geringer als bei „Ries“ $\times$ „Ulmer Ruhm“. Das Ergebnis der Kreuzungen läßt sich also folgendermaßen zusammenfassen:

1. In allen Selbstungen und Kreuzungen erreichen nur ganz wenige Pollenschläuche die Samenanlagen.
2. Keimfähige Samen in größerer Anzahl entstanden nur in den Selbstungen von „Meteor“, „Ries“ und „Volkskanzler“ sowie in den Kreuzungen „Ries“ $\times$ „Volkskanzler“, „Ries“ $\times$ „Ulmer Ruhm“ und „Ulmer Ruhm“ $\times$ „Volkskanzler“.
3. In den Kreuzungen zwischen „Meteor“ und den Tetraploiden entstanden in beiden Richtungen überhaupt keine keimfähigen Samen.
4. In allen Fällen wurden mehr oder weniger zahlreich absterbende Embryonen beobachtet.

Mit den gefüllten Sorten „Lerchenmüller“, „Leif“ und „Radio“ wurden nur wenige Kreuzungen (insgesamt etwas über 500) durchgeführt. Es zeigte sich bei ihnen ebenfalls schlechte Pollenkeimung und häufiges Absterben von Embryonen. Nach Befruchtung und auch beim Abblühen fällt die Corolle nicht ab, sondern vertrocknet an der Blüte. Grundsätzlich Neues gegenüber den ungefüllten Sorten war nicht zu beobachten. Die Ergebnisse der Kreuzungen zeigt die folgende Tabelle. Die Zahlen bedeuten (wie bei Tab. 3):

1. Die Anzahl der bestäubten Blüten.
2. Prozentsatz der Blüten, bei denen der Fruchtknoten sich auf mindestens 10 bis 15 mm verlängerte, d. h. deutlich über den Kelch hinauswuchs.
3. Anzahl der reifen Samen auf je 100 bestäubte Blüten.

Tabelle 4

	Lerchenmüller	Leif	Radio	Ries	Meteor
Lerchenmüller	64 18,8 % 0 %		19 26,3 % 10,5 %	60 28,4 % 20,0 %	20 40,0 % 0
Leif		44 11,4 % 0 %		30 26,7 % 26,7 %	25 64,0 % 0 %
Radio	20 20,0 % 0 %		34 0 % 0 %	3 66,6 % 166,6 %	11 72,7 % 0 %
Volkskanzler	62 8,6 % 1,6 %	38 29,0 % 10,5 %	20 30,0 % 5,0 %		
Meteor	51 3,9 % 0 %	51 35,3 % 0 %			

Um das Absterben der Embryonen wenigstens in einem Falle genauer beschreiben und mit der Entwicklung des normalen Embryos vergleichen zu können, wurden von „Meteor“ $\times$ „Meteor“ mit normaler Entwicklung und „Meteor“ $\times$ „Volkskanzler“ mit stets gestörter Entwicklung Mikrotom-schnitte angefertigt. Zum weiteren Vergleich wurden später auch noch einige Stadien anderer Kombinationen herangezogen. Obwohl bei Selbstung von „Meteor“ viele Embryonen absterben, ist es doch möglich, durch Untersuchung genügend vieler Samen die normale Entwicklung festzustellen und zurückgebliebene Embryonen als solche zu erkennen.

A. Normale Embryonalentwicklung bei Selbstung von „Meteor“

Der Pollenschlauch dringt zwischen 7 und 17 Stunden nach der Bestäubung in die Samenanlage ein. 24 Stunden nach der Bestäubung hat sich der Endospermkern bereits mehrmals geteilt. Es sind 4 bis 8 Endospermkerne vorhanden. Die Zygote dagegen ist noch ungeteilt. Nach 2 Tagen besteht der Embryo (einschließlich Suspensor) aus 6 bis 8 Zellen. Die Zahl der Endospermkerne ist auf etwa 15 bis 20 angewachsen. Nach 3 Tagen konnten etwa 80 Endospermkerne gezählt werden, die fast alle nur einen großen Nukleolus enthielten. Sie liegen im plasmatischen Wandbelag des Embryosacks und um den Embryo selbst. Das Innere des Embryosacks ist eine riesige Vakuole. Der kopfförmige Embryo ist etwa 20zellig und der Suspensor besteht aus einer Reihe von 7 bis 8 Zellen (Abb. 14). Auch nach 4 Tagen ist das Endosperm noch nicht zellulär. Es treten einzelne vergrößerte Kerne auf, die auf Verschmelzung zweier Endospermkerne zurückzuführen sind. Mit 6 Ta-

gen hat der Embryo eine Länge von etwa 200 μ und besteht aus 100 bis 200 Zellen. Das Endosperm ist um den Suspensor bereits zellulär und mehrschichtig und füllt bald den hier sehr schmalen Embryosack aus. Am chalazalen Ende ist es dagegen nukleär und einschichtig. Neben normalen Endospermkernen finden sich auch vergrößerte Kerne. Während SCHÜRHOFF (1924) von *Pelargonium zonale* schreibt: „Das Endosperm wird nukleär angelegt, und es scheint meistens überhaupt nicht zur Abgrenzung von Zellwänden zu kommen“, konnte ich stets eine Zellbildung beobachten.

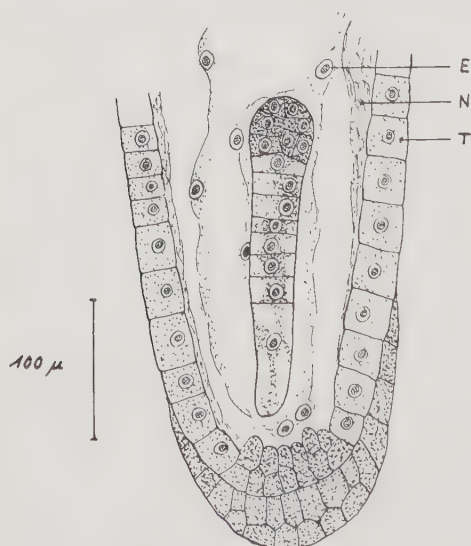


Abb. 14. Embryo von „Meteor“ $\times$ „Meteor“ drei Tage alt. E = Endospermkern; N = Rest des Nucellus; T = Tapetum (innerste Integumentschicht)

Nach 9 Tagen beginnt der Embryo aus dem kopfförmigen in das zweilappige Stadium überzugehen. Mit 10 Tagen ist er deutlich zweilappig und hat eine Länge von etwa 500 μ . Die Suspensorzellen haben sich längsgeteilt. Der Suspensor ist 2 bis 3 Zelllagen dick. Das Endosperm beginnt nun auch im Bereich des Embryos zellulär zu werden. Neben einer großen Anzahl normal großer Endospermkerne finden sich vergrößerte Kerne und Riesenkerne sowie Stadien, die erkennen lassen, daß die vergrößerten Kerne durch Verschmelzung zweier Endospermkerne entstehen (Abb. 15). Durch weitere Fusionen entstehen dann Riesenkerne mit 20 bis 25 Nukleolen und Durchmessern um 40 μ (Durchmesser eines normalen Endospermkerns etwa 15 μ). Es scheint sich dabei um ein ziemlich gesetzmäßiges Geschehen zu handeln, denn es finden Verschmelzungen gleichzeitig in größeren Teilen des Embryosacks statt. Werden beim Übergang zum zellulären Endosperm mehrere Kerne in einer Zelle eingeschlossen, dann verschmelzen sie ebenfalls miteinander (Abb. 16). Normalerweise vorkommende Verschmelzungen von Kernen im zelligen oder nukleären Endosperm sind auch bei anderen Objekten schon beschrieben worden (BUELL 1953, TISCHLER 1921).

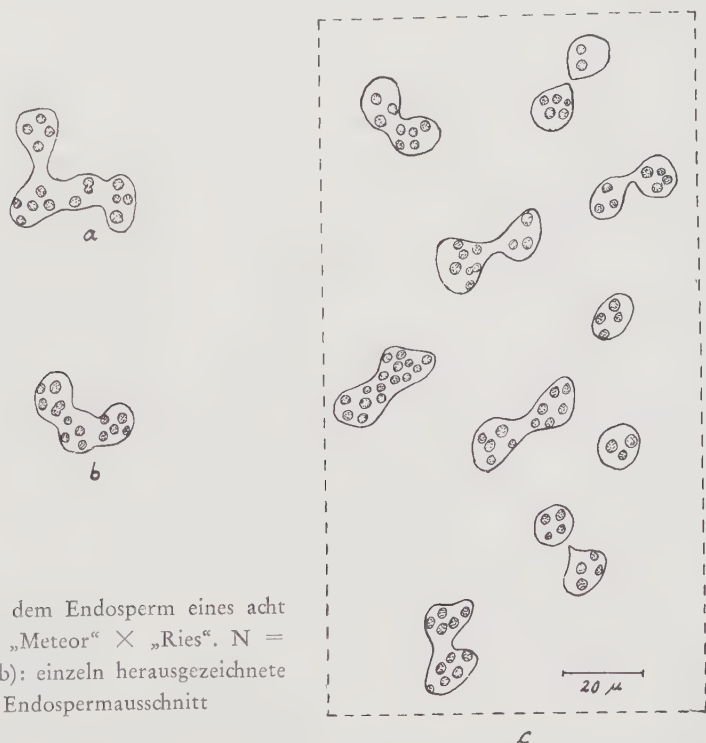


Abb. 15. Kerne aus dem Endosperm eines acht Tage alten Samens „Meteor“ $\times$ „Ries“. N = Nukleolen. a) und b): einzeln herausgezeichnete Kerne; c): Endospermausschnitt

Wie schon von NEMEC (1910) an *Corydalis pumila* beobachtet wurde, finden auch bei verschmolzenen Kernen noch Mitosen statt. Auch bei *Pelargonium* treten Metaphaseplatten deutlich verschiedener Größe (z. B. 14 μ und 23 μ) auf. In einem Falle konnten 50 bis 60 Chromosomen gezählt werden. Es dürfte sich also um einen hexaploiden Kern mit $6 \times 9 = 54$ Chromosomen handeln.

Das Nucellusgewebe ist nach 9 Tagen im chalazalen Teil noch weitgehend erhalten. Nach 12 Tagen ist das Endosperm um den Embryo herum vollständig zellulär und erfüllt dort den ganzen Embryosack. Im chalazalen Teil dagegen bleibt es auch weiterhin ein einschichtiger Wandbelag. Vergrößerte Kerne und Riesenkerne von 40 μ Durchmesser mit zahlreichen Nukleolen sind häufig. Der Embryo ist zweiblättrig und 800 bis 900 μ lang. Der Suspensor hat sich durch Längsteilungen stark vergrößert, so daß SCHÜRHOFF (1924) von einem Suspensorhaustorium spricht. Das Nucellusgewebe ist teilweise durch den sich vergrößernden Embryosack zusammengedrückt.

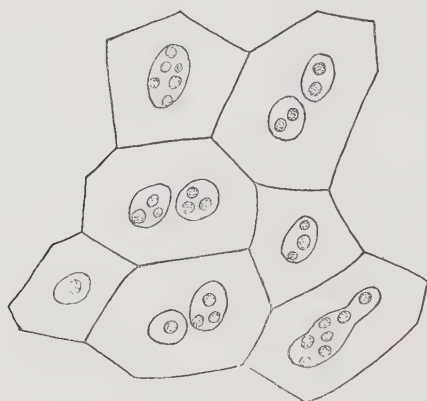


Abb. 16. Endospermzellen mit mehreren Kernen, die zum Teil schon verschmolzen sind (zwei Zellen mit einfachem Kern). „Meteor“ $\times$ „Meteor“ 13 Tage



Abb. 17. Lage des Embryos im reifen Samen

Mit 13 Tagen erreicht der nun über 1 mm große Embryo die Biegung des Embryosacks. Das Endosperm ist in der chalazalen Spitze noch nukleär. In Richtung zum Embryo wird es zellulär und ist um den Embryo auch mehrschichtig. Nach 14 Tagen ist das Endosperm fast völlig zellulär, bleibt aber im chalazalen Teil des Embryosacks einschichtig. Vom Nucellus sind nur noch Reste vorhanden. Der Embryo wächst nun sehr stark. Nach 14 Tagen mißt er etwa 1,9 mm, nach 15 Tagen 3 mm, nach 17 bis 18 Tagen füllt er den Samen völlig aus (Abb. 17). An der Plumula des voll entwickelten Embryos sind dann schon die Anlagen der ersten beiden Laubblätter zu erkennen. An den Kotyledonen sind Palisaden und Schwammgewebe zu unterscheiden. Wenn nach etwa 18 Tagen der Embryo den Samen ganz ausfüllt, beginnt das Endosperm zu degenerieren. Die Samenschale ist bis dahin farblos und durchscheinend, so daß der grüne Embryo durch sie hindurch zu sehen ist. Erst 3 Wochen später ist der Same reif. Die Samenschale hat sich gebräunt, und der Same ist durch Wasserverlust wesentlich kleiner geworden.

B. Embryonalentwicklung bei „Meteor“ $\times$ „Volkskanzler“

Als Beispiel für das Absterben der Embryonen soll die Entwicklung bei „Meteor“ $\times$ „Volkskanzler“ beschrieben und mit derjenigen bei Selbstung

von „Meteor“ verglichen werden. Der Embryo ist bei dieser Kreuzung triploid, das Endosperm tetraploid. Es entstehen nie keimfähige Samen.

Nach 2 Tagen ist ein Unterschied zu „Meteor“ $\times$ „Meteor“ noch nicht festzustellen. Auch am dritten und vierten Tag ist die Entwicklung meist noch normal, wenn auch der Embryo in der Größe bereits etwas zurückbleibt. Bei älteren Samen ist dieses Zurückbleiben deutlich zu erkennen. Bei drei 7 Tage alten Samen war der größte Embryo 30zellig, die Embryonen der beiden anderen Samen waren etwa 20zellig. Im ersteren Falle wurden etwa 140 Endospermkerne normaler Größe mit 1 bis 3 Nukleolen gezählt. Das Endosperm war jedoch noch nukleär. Der Same war 2,3 mm lang. Es entspricht dies völlig dem Zustand, der bei „Meteor“ $\times$ „Meteor“ nach 3 bis 4 Tagen erreicht ist.

4 Samenanlagen im Alter von 8 Tagen zeigten 3 Embryonen mit etwa 45, einen mit nur 20 Zellen. Das immer noch nukleäre Endosperm enthielt viele normale Kerne mit 1 bis 3 Nukleolen. Ältere Fruchtknoten enthalten nur ganz selten ungeschrumpfte Samen. In einem 10 Tage alten Samen von 3 mm Länge befand sich ein stark vakuolisierter Embryo mit etwa 110 Zellen. Das nukleäre Endosperm bestand aus zahlreichen normalen Kernen neben einzelnen vergrößerten in der Nähe des Embryos. Im Embryo waren 2 Mitosen, im absteigenden Teil des Embryosacks 41 Mitosen zu sehen. Samengröße und Zellenzahl des Embryos entsprechen hier der sechstägigen Entwicklung bei Selbstung von „Meteor“, während das Endosperm nukleär ist und damit in seiner Entwicklung noch weiter zurückliegt. Zwei Samen von 12 Tagen enthielten Embryonen, von denen der eine schon völlig zerfallen, der andere im Zerfall begriffen war. Dieser Embryo war kopfförmig, etwa 120 μ lang und bestand aus etwa 200 Zellen. Das Endosperm war in beiden Fällen völlig zerfallen. Endospermkerne waren nicht mehr erkennbar. Die Samenlänge betrug 3,7 mm, die der Früchte 33 mm.

Zusammenfassend ergibt sich für die Embryonalentwicklung bei „Meteor“ $\times$ „Volkskanzler“ folgendes: In den ersten 2 bis 3 Tagen sind keine Störungen zu bemerken. Dann tritt eine Verlangsamung der Entwicklung und schließlich Absterben von Embryo und Endosperm ein. Der Embryo wird meist nur 20 bis 40 Zellen groß, selten wird er 100- bis 200zellig, nie erreicht er das zweilappige Stadium, das bei „Meteor“ $\times$ „Meteor“ nach 9 Tagen beginnt. Das Endosperm entwickelt sich zunächst kräftig, wird aber nicht zellulär, wie bei Selbstung von „Meteor“ nach 5 Tagen, sondern bleibt stets ein nukleärer einschichtiger Wandbelag des Embryosacks. Kernfusionen sind zwar vereinzelt zu beobachten, aber zur Ausbildung von Riesenkernen kommt es nicht. Es ließ sich nicht sicher feststellen, ob das Absterben primär vom Embryo oder vom Endosperm ausgeht. Jedoch war, wie beschrieben, bei einem 10 Tage alten Samen der Embryo schon stark vakuolisiert, das Endosperm jedoch noch in lebhafter Teilung.

C. Weitere Beobachtungen zur Embryonalentwicklung

In den Kreuzungen „Meteor“ $\times$ „Ulmer Ruhm“ und „Meteor“ $\times$ „Ries“ stirbt zwar der Embryo ebenfalls stets ab, aber die Früchte erreichen öfters die normale Länge von etwa 32 mm.

Ein 8 Tage alter Same von „Meteor“ $\times$ „Ries“ enthielt einen 40zelligen Embryo, der schon völlig vakuolisiert war. Das Endosperm dagegen war kräftig entwickelt, aber nicht zellulär. Eigentliche Riesenkerne waren kaum vorhanden, dagegen viele Fusionen normaler Kerne (Abb. 15).

Drei 9 Tage alte Embryonen von „Meteor“ $\times$ „Ulmer Ruhm“ waren 60- bis 100zellig, aber schon völlig vakuolisiert. Das Endosperm um den Embryo war bereits zellig und mehrschichtig. In zwei Fällen waren Riesenkerne zu sehen, in einem waren zahlreiche Mitosen von Endospermkernen im Gange, und zwar auch von bereits polyploiden Kernen, denn die Metaphaseplatten waren sehr verschieden groß. Es wurden 11, 16 und 22 μ als Durchmesser gemessen. Bei einigen größeren Metaphaseplatten waren Unregelmäßigkeiten, wie dreipolige Spindeln, zu beobachten. Fusionen von Endospermkernen traten in allen drei Fällen auf. Hier ist also ebenfalls das Endosperm noch aktiv, während der Embryo schon abgestorben ist. Zur Ausbildung zweiblättriger Embryonen scheint es auch hier nicht zu kommen.

Nach Beobachtungen an den Kreuzungen „Volkskanzler“ $\times$ „Volkskanzler“, „Ries“ $\times$ „Ries“, „Ries“ $\times$ „Ulmer Ruhm“, „Ulmer Ruhm“ $\times$ „Ulmer Ruhm“ und „Ulmer Ruhm“ $\times$ „Volkskanzler“ ist die normale Entwicklung des tetraploiden Embryos von der des diploiden Embryos bei „Meteor“ nicht grundsätzlich verschieden. Das Endosperm ist mit 5 Tagen noch nukleär, der Embryo etwa 30zellig. Einzelne vergrößerte Kerne treten auf. Nach 9 Tagen ist der Embryo herzförmig. Riesenkerne und vergrößerte Kerne im Endosperm sind vorhanden. Nach 11 Tagen beginnt der

Embryo zweiblättrig zu werden. Das Endosperm um den Embryo ist zellulär und mehrschichtig. Der Suspensor ist mehrreihig. Mit 13 Tagen hat der Embryo eine Länge von etwa 1,2 mm und erreicht die Spitze des aufsteigenden Embryosackastes. Riesenkerne sind häufig. Mit 18 Tagen erfüllt auch hier der Embryo den ganzen Samen. Daneben treten wie auch bei „Meteor“ auf allen Stadien zurückgebliebene und absterbende Embryonen auf. Sehr deutlich zeigt dies ein 24 Tage alter Same von „Ries“ $\times$ „Ries“, der einen zweiblättrigen Embryo von 1,2 mm enthielt, also bezüglich der Größe einem Stadium der Normalentwicklung von 13 bis 14 Tagen entsprach (Abb. 18). Das Endosperm war zellulär und füllte den Embryosack auch im chalazalen Teil weitgehend aus. Es war also kräftiger entwickelt, als das normalerweise der Fall ist. Der Nucellus war bis auf geringe Reste aufgebraucht, Zerfallerscheinungen waren weder am Embryo noch am Endosperm zu erkennen. Im Embryo fanden sogar noch einzelne Mitosen statt, aber zwei-

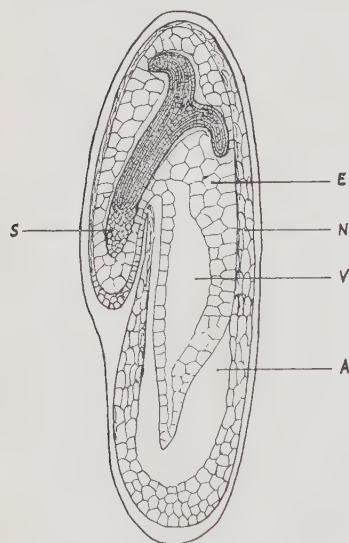


Abb. 18. Zurückgebliebener Embryo „Ries“ $\times$ „Ries“ 24 Tage alt
S = Suspensor; E = Endosperm;
N = Rest des Nucellus; V = Vakuole;
A = Abhebung des Embryosacks vom Nucellus, wahrscheinlich erst durch Fixierung entstanden

tenios war die Entwicklung schon stark verlangsamt und wäre bald zum Stillstand gekommen. Ein zweites gleich altes Präparat zeigte denselben Zustand.

BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE

Für die verminderte Fertilität bei den untersuchten Sorten von *Pelargonium zonale* sind zwei Ursachenkomplexe maßgebend, nämlich einerseits das schlechte Pollenschlauchwachstum, wodurch nur wenige Samenanlagen befruchtet werden, andererseits das häufige Absterben von Embryonen.

Die Untersuchung des Pollens ergab, daß bei den tetraploiden Sorten infolge von Störungen der Reduktionsteilung eine große Anzahl von Pollenkörnern während der Entwicklung abstirbt. Bei der diploiden Sorte dagegen war der Pollen (zumindest in der Hauptblütezeit) normal. Die geringe Befruchtung ist jedoch nicht auf den Anteil an abgestorbenen Pollenkörnern zurückzuführen; denn bei reichlicher Bestäubung gelangen stets genügend lebende Pollenkörner auf die Narbe, um die 5 Samenanlagen eines Fruchtknotens zu befruchten. Die Ursache liegt vielmehr darin, daß (besonders bei den tetraploiden Sorten) die Pollenkörner auf der Narbe nicht auskeimen oder (sehr häufig bei der diploiden Sorte) die Pollenschläuche im Griffelgewebe steckenbleiben. Es geschieht dies meist schon nach 2 bis 3 Pollenkorn-durchmessern. Nur einzelne Pollenschläuche durchwachsen den ganzen Griffel. Diese schlechte Keimung des Pollens bzw. das geringe Wachstum der Pollenschläuche konnte bei allen Kombinationen der untersuchten Sorten, also sowohl bei Selbstungen als auch bei Kreuzungen beobachtet werden. Es liegt demnach keinerlei Hinweis auf Selbststerilität vor, zumal das Sterilitätssystem beim Übergang zur Tetraploidie im allgemeinen zusammenbricht (STRAUB 1941, LEWIS 1954). EAST (1940) gibt allerdings an, daß die von ihm untersuchten Kulturformen von *Pelargonium zonale* (etwa ein Dutzend) schwach selbststeril waren. Um welche Formen es sich dabei handelte, ob sie diploid oder tetraploid waren, ist leider nicht angegeben. Bei den hier untersuchten Sorten ist auch eine schwache Selbststerilität weder für das Wachstum der Pollenschläuche noch für den tatsächlichen Samenan-satz festzustellen.

Neben der geringen Befruchtung ist das Absterben von Embryonen der Grund für die geringe Fertilität. Bei allen Kreuzungen und Selbstungen der untersuchten Sorten sterben zahlreiche Embryonen ab, bei einigen Kreuzungen sogar alle. Bei Selbstung der diploiden Sorte und Selbstungen und Kreuzungen der tetraploiden Sorten werden auf allen Altersstadien absterbende Embryonen gefunden. Daneben entstehen aber in all diesen Kombinationen, wenn auch manchmal in sehr geringem Prozentsatz, keimfähige Samen. Dagegen sterben bei Kreuzungen der diploiden Sorte mit den tetraploiden Sorten und auch bei den reziproken Kreuzungen sämtliche Embryonen ab, d. h. es entstehen keine keimfähigen Samen. Es besteht auch insofern ein Unterschied gegenüber den Kreuzungen auf derselben Valenzstufe, als die Embryonen nicht auf allen Stadien, sondern, soweit beobachtet, stets schon auf dem kopfförmigen absterben. Das herzförmige Stadium wird also gar

nicht erreicht. Die Embryonen sterben bei den tetraploiden Sorten als Mutter durchschnittlich etwas eher ab als bei der diploiden Sorte als Mutter. Da mehrmals Teilungen oder Kernfusionen im Endosperm beobachtet werden konnten, während der Embryo schon vakuolisiert und abgestorben war, scheint die primäre Ursache für das Absterben im Embryo zu liegen.

Es ist schwer zu entscheiden, wodurch letzten Endes das geringe Pollenschlauchwachstum und das Absterben der Embryonen bedingt ist, zumal in jedem Falle wieder mehrere Faktoren zusammenwirken. Da die Sorten alle stark heterozygot sind, werden unausgeglichene Genkombinationen die Vitalität des Pollens vermindern. Bei den tetraploiden Pflanzen ist auch an schlechte Ernährung der Pollenkörner infolge Verlangsamung des Stoffwechsels zu denken, was SCHWANITZ (1942, 1950 b) verschiedentlich nachgewiesen hat. Auffällig ist ferner die große Labilität der Pollenentwicklung gegenüber Außenbedingungen, die darin zum Ausdruck kommt, daß selbst bei der diploiden Sorte, wo der Pollen sonst normal entwickelt ist, zu Beginn der Blütezeit sehr viele degenerierte Körner auftraten. Auch die wechselnde Anzahl degenerierter Körner bei den Tetraploiden weist auf die Bedeutung der Außenfaktoren für die Pollenentwicklung hin.

Als Ursache für die Störung der Embryonalentwicklung ist zunächst das Alter der Samenanlagen zu nennen. Es wurde festgestellt, daß bei alten Blüten wesentlich mehr Embryonen absterben als bei jungen. Bei älteren Blüten dürften die Abblühprozesse, die schließlich zum Vertrocknen und Abfallen der Blüte führen, in irgendeiner Weise bereits eingeleitet sein, so daß die befruchtete Samenanlage nicht genügend ernährt wird. Da aber auch bei jungen Blüten sehr viele Embryonen absterben, müssen noch andere Ursachen vorliegen.

Wegen der Bastardnatur der Pflanzen ist hier vor allem wieder an unausgeglichene Genkombinationen zu denken. Da die Tetraploiden häufig Störungen in der Chromosomenverteilung bei der Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen zeigen, verläuft sicher auch die Meiose der Embryosackmutterzelle oft nicht normal. Während aber diese Störungen beim Pollen zum Absterben führen, konnten degenerierte Embryosäcke nicht gefunden werden. Für das Absterben von Embryonen werden aber anomale Chromosomenbestände der Eizellen eine wesentliche Ursache sein.

Daß bei den Kreuzungen zwischen der diploiden Sorte und den tetraploiden Sorten und umgekehrt die Embryonen stets auf sehr früher Entwicklungsstufe absterben, hat wohl in dem unbalancierten Chromosomenbestand des triploiden Embryos bzw. des tetra- oder pentaploiden Endosperms seine Ursache. Auch bei manchen anderen Pflanzen, z. B. Mais und Baumwolle (COOPER 1951, WEAVER 1957), wurde regelmäßig ein Absterben der triploiden Embryonen beobachtet. (Bei Baumwolle handelte es sich allerdings um Artkreuzungen.)

Es wäre von Interesse, noch einige andere diploide Formen zu untersuchen, da hier die schlechte Pollenkeimung und das Absterben zahlreicher Embryonen am meisten überrascht. Ein Vergleich mit den entsprechenden Wildformen und ihren Bastarden könnte vielleicht zeigen, wie weit die ge-

ringe Fertilität unmittelbar auf die Bastardnatur der untersuchten Formen zurückgeht.

Herrn Prof. Dr. E. HAUSTEIN danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und die ständige Förderung und Hilfe. — Herrn Prof. Dr. J. SCHWEMMLE sei für die Überlassung eines Arbeitsplatzes im Botanischen Institut Erlangen Dank gesagt. — Für die Überlassung des Pflanzenmaterials danke ich der Großgärtnerei Robert Mayer, Bamberg.

Zusammenfassung

1. Es wurden eine diploide und drei tetraploide Kulturformen von *Pelargonium zonale* näher auf ihre Fertilitätsverhältnisse untersucht.
2. Dabei wurden Störungen in der Meiose der Pollenmutterzellen gefunden, die zum Absterben zahlreicher Pollenkörner führen.
3. Versuche zur Pollenkeimung in vitro hatten wenig Erfolg.
4. Bei allen Selbstungen und Kreuzungen der untersuchten Sorten durchwachsen auch bei reichlicher Bestäubung nur einzelne Pollenschläuche den Griffel. Die meisten Pollenkörner keimen entweder gar nicht oder die Schläuche bleiben im Narbengewebe stecken.
5. Auf das Wachstum von Pollenschläuchen im Griffel reagiert die Blüte durch vorzeitigen Abwurf der Corolle.
6. Bei allen Selbstungen und Kreuzungen sterben zahlreiche Embryonen ab.
7. Kreuzungen zwischen der diploiden Sorte und den Tetraploiden und umgekehrt ergeben nie keimfähige Samen.
8. Die normale Embryonalentwicklung bei der diploiden Sorte wurde beschrieben und mit der Entwicklung der absterbenden Embryonen verglichen.
9. Es konnte ein Absterben von Embryonen vor der Degeneration des Endosperms beobachtet werden.

Summary

Investigations on the fertility relationships between certain cultivars of *Pelargonium zonale*

1. A diploid and three tetraploid cultivars of *Pelargonium zonale* were investigated from the point of view of their fertility relationships.
2. Disturbances in the meiosis of the pollen mother cells were found, which lead to the death of numerous pollen grains.
3. Attempts to germinate the pollen in vitro met with little success.
4. In all selfings and crosses, only very few pollen tubes grew into the stigma, even after heavy application of pollen.
5. The flower reacts to the growth of pollen tubes in the stigma by prematurely shedding the corolla.
6. Numerous embryos die off after all selfings and crosses.
7. Reciprocal crosses between diploid and tetraploid cultivars never set viable seed.

8. The normal embryonic development of the cultivars is described and compared with that of the embryos which die off.

9. Dying off of the embryos was observed before degeneration of the endosperm had set in.

Literaturverzeichnis

- BUELL, K. M., 1953: Developmental morphology in *Dianthus*. III. Seed failure following interspecific crosses. Amer. J. Bot. 40, 116—123.
- COOPER, D. C., 1951: Caryopsis development following matings between diploid and tetraploid strains of *Zea mays*. Amer. J. Bot. 38, 702—708.
- EAST, E. M., 1940: The distribution of self-sterility in the flowering plants. Proc. Amer. Phil. Soc. 82, 449—518.
- FITTING, H., 1911: Untersuchungen über die vorzeitige Entblätterung von Blüten. Jb. wiss. Bot. 49, 187—263.
- GAUGER, W., 1937: Ergebnisse einer zytologischen Untersuchung der Familie der *Geraniaceae*. I. Planta (Berlin) 26, 529—531.
- HOFMEISTER, W., 1864: Über den Bau des Pistills der Geraniaceen. Flora 47, 401—410.
- JOHANSEN, D. A., 1940: Plant Microtechnique. New York und London, McGraw-Hill Book Company, Inc.
- KNUTH, R., 1931: *Geraniaceae*. In: ENGLER-HARMS, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, Engelmann.
- LAIBACH, F., 1920: Die Bedeutung der Narbe und des Griffels für die Blütenentwicklung von *Origanum vulgare*. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 38, 43—54.
- LEWIS, D., 1954: Comparative incompatibility in angiosperms and fungi. In: Advances in Genetics, Vol. VI. New York, Academic Press.
- MAURIZIO, A., 1956: Pollengestaltung bei einigen polyploiden Kulturpflanzen. Grana palynol. (Stockholm) N. S. 1, 59—69.
- NEMEC, B., 1910: Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen. Berlin, Borntraeger.
- PAECH, K., und M. V. TRACEY, 1955: Moderne Methoden der Pflanzenanalyse. Bd. IV, Berlin—Göttingen—Heidelberg, Springer.
- PFEIFFER, H., 1928: Die pflanzlichen Trennungsgewebe. In: K. LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie. I. Abt., 2. Teil, Bd. V. Berlin, Borntraeger.
- SCHÜRHOFF, P. N., 1924: Zytologische Untersuchungen in der Reihe der Geraniales. Jb. wiss. Bot. 63, 707—759.
- SCHWANITZ, F., 1942: Über die Pollenkeimung einiger diploider Pflanzen und ihrer Autotetraploiden im künstlichen Medium. Züchter 14, 86—93.
- —, 1950 a: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. VI. Pollengröße und Zellkerngröße bei diploiden und autotetraploiden Pflanzen. Züchter 20, 53—57.
- —, und H. SCHWANITZ, 1950 b: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. X. Weitere Beiträge zur Sexualität polyploider Pflanzen. Züchter 20, 336—346.
- SHARDAKOV, V. S., 1940: Reaction for peroxydase as an index of viability of plant pollen. C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS N. S. 26, 267—270.
- STRAUB, J., 1941: Die Beseitigung der Selbststerilität durch Polyploidisierung. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 59, 296—303.
- TISCHLER, G., 1921: Allgemeine Pflanzenkaryologie. In: K. LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie, I. Abt., Bd. II. Berlin, Borntraeger.
- WEAVER, J. B., 1957: Embryological studies following interspecific crosses in *Gossypium*. I. *G. hirsutum* × *G. arboreum*. Amer. J. Bot. 44, 209—214.

Lebenslauf

Am 31. Dezember 1932 wurde ich als Sohn des Pfarrers in der Christengemeinschaft Kurt Philippi (gest. 1955) und seiner Ehefrau Klara, geb. Götz in Nürnberg geboren.

Von 1939 bis 1943 besuchte ich die Volksschule in Nürnberg und dann die Oberrealschule in Ansbach. Nach Kriegsende trat ich in die 3. Klasse des Realgymnasiums Nürnberg und 1947 in die Rudolf-Steiner-Schule Nürnberg ein. Im Juli 1953 legte ich am Realgymnasium Nürnberg die Reifeprüfung als Privatschüler mit Erfolg ab.

Im Wintersemester 1953/54 begann ich das Studium der Naturwissenschaften (Fächer: Biologie, Chemie, Geographie) an der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen. Im Herbst 1958 unterzog ich mich der wissenschaftlichen Prüfung für das Lehramt an höheren Schulen. Nach der Fertigstellung der wissenschaftlichen Arbeit trat ich im Dezember 1959 in das Pädagogische Seminar an der Dürer-Oberrealschule in Nürnberg ein.

